

鹭鸶兰属的系统位置和起源

李 恒

(中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)

摘要 鹭鸶兰 *Diuranthera* Hemsl. 为百合科的 1 个单种属。 *D. minor* Hemsl. 特产云南、四川和贵州。其植物形态、细胞学特征和化学成分均与吊兰属 *Chlorophytum* 的北缘种西南吊兰 *C. nepalense* Baker 和狭叶吊兰 *C. chinense* Bur. et Fr. 或大叶吊兰 *C. malayense* Ridley 极为接近或一致, 分布区彼此邻接或部分重叠。作者认为: 泛热带属吊兰属的多倍体种如大叶吊兰 *Chlorophytum malayense* 进入云南高原气候比较干凉的环境时发生了新的适应演化并分化出适应性不同的分支。在形态上有了突变的鹭鸶兰 *Diuranthera* 是其分支之一, 而西南吊兰和狭叶吊兰则是与鹭鸶兰平行的另一分支。该二属都是广义的百合科吊兰族 *Asphodeleae* 的成员, 但 *Diuranthera* 较为年青, 大约在上新世或更新世初才出现。它的发生和发展与喜马拉雅造山运动激烈进行、云南高原较大幅度抬升、气候条件的分异息息相关, 是吊兰族中的 1 个新生属。

关键词 鹭鸶兰属, 系统位置, 起源

THE PHYLOGENETIC PLACE AND ORIGINATION OF THE GENUS DIURANTHERA

LI Heng

(Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204)

Abstract *Diuranthera* Hemsl. is a monospecies genus of Liliaceae. *D. minor* Hemsl. is endemic to Yunnan, Sichuan and Guizhou Province. Its morphological and cytological characteristics and chemical constituents are similar to or the same as the northern border species of *Chlorophytum nepalense* Baker and *C. chinense* Bur. et Fr. or *C. malayense* Ridley. Their distribution area are adjacent or partly overlapped. The author thinks, that the *C. malayense* polyploid of this pantropical genus has produced adaptable evolution and diversified into different branches when it entered into the more dry and cool Yunnan Plateau. The abruptly changed *Diuranthera* in morphology is one of its branches, while the *C. nepalense* and *C. chinense* are another parallel branch. In a broad sense, the above two genera are a member of *Asphodeleae*, but the *Diuranthera* is younger, it appeared in the Pliocene Epoch or the early Pleistocene Epoch. It is a newly emerged genus (species) of *Asphodeleae* the existence and development of which closely related to climate difference caused by the orogenic movement of Himalay and big rise of Yunnan plateau.

Key words *Diuranthera*, Phylogenetic place, Origin

鹭鸶兰属 *Diuranthera* Hemsley 和本文将要涉及的吊兰属 *Chlorophytum* 因中文名称含“兰”字, 营养体又与兰草 *Cymbidium* (Orchidaceae) 有相似之处, 民间常栽种于庭院, 并作“兰花”售于市, 在兰花市场造成了一定的混乱。其实, 鹭鸶兰和吊兰都是百合科 Liliaceae 植物, 花、果和种子均与兰花迥然不同。

一、鹭鸶兰的分类问题

Diuranthera 是百合科吊兰族 *Asphodeleae* 的 1 个属, 由 W.B. Hemsley 在 1902 年 (in Hooker's *Icones Plantarum* 8: Plate 2734. 1902) 建立。模式种 *D. minor* Hemsley 根据活植物描绘。E.H. Wilson 将从华西采得的种子送给 James Veitch 夫妇, 他们又把用这些种子种出的活植物送给邱园, Hemsley 根据送来的活苗绘图和描述, 是否留有腊叶标本作模式收藏于邱园, 是否把上述的活植物种在邱园了, 不得而知。Hemsley 在发表本属的文章中曾提到: “种子十分特殊, 但很遗憾的是, 在图绘出之后一直未得到种子”。确实, 他的鹭鸶兰图 (Pl. 2734) 上有果和子房横切面图, 却无种子的特写。本文作者 70 年代来以曾多次向英国邱园借阅模式, 但也没有得到结果。不过根据模式图来识别国内花期标本是不成问题的, 凭藉花药很长, 常上弯如弓, 基部延伸为两个尾状的附属体便可确认为鹭鸶兰无疑了。下面是分类研究中常见的问题。

1. 关于 *Diuranthera minor* (H.C. Wright) Hemsley.

1902 年 Hemsley 在发表 *Diuranthera major* 的同时, 还将 *Paradisea minor* H. C. Wright (in *Kew Bulletin* 1895:118) 移了进来, 更名为 *D. minor* (H. C. Wright) Hemsley. 原种所根据的标本为 W. Hancock 94, 采自蒙自, 海拔 1900—2000 m 处, 应收藏在邱园。迄今为止, 国内各标本馆尚未收藏蒙自的鹭鸶兰标本。第 2 年, 原种作者 H. C. Wright (in *Jour. Linn. Soc. Bot.* 36:118. 1903) 认可了这一更改, 并引用了新名 *Diuranthera minor*。

Diuranthera 自成立时起就有两个种并列。Hemsley 确立两个种的区别点为: *D. major* 比 *D. minor* 叶宽, 波状, 柔软外弯, 花较大, 花药尾部锐尖。他看到的是处于不同生态环境, 甚至处于不同物候期的两个植株。由于植株大小不同, 花的发育阶段不同 (花蕾期和盛花期), 他定出了两个种, 实质上的区别并不存在。

1936 年 Handel-Mazzetti (Symb. Sin. 7:1193.1936) 报道 Hand-Mazz. 5102 (会理) 是 *D. minor*, 东川的标本 (Maire 无号) 为 *D. major*。

1976 年, 《中国高等植物图鉴》^[1] 7695, 7696 分别描绘了鹭鸶兰属两个种的详细形态。形态基本同一, 但叶长和宽, 花的大小, 花梗长短, 花药长短, 以及药尾长短有所不同 (表 1)。

表 1 *Diuranthera major* 和 *D. minor* 的区别 (据中国高等植物图鉴)

Table 1 The Difference between *Diuranthera major* and *D. minor* (fide Icop. Corm. Sin. V. 1976) (cm)

种名	叶长	叶宽	花被片长	花梗长	花药长	药尾长
Species	L.L.	L.W.	P.L.	Pd.L.	An.L.	Ap.L.
major	17—67	1.3—3.2	2.0—2.3	0.6—1.2	1.3	0.27—0.30
minor	15—35	0.7—1.1	2.0	0.6—0.75	0.85	0.1—0.15

由于表 1 所列数值在鹭鸶兰属均为各部形态特征的变量, 从 *D. minor* 的最低值至 *D. major* 的最高值, 如叶长 15—67 cm, 常能在同一居群的不同植株, 甚至在同一植株上出现。表 2 植株, 1994.7.23. 采自昆明植物园, 野生于半阴的林窗环境, No 1. 生于林窗近中央地点, No 2. 靠近林窗边缘, No 3—5. 散生于林窗周围的灌木丛中。

这里植株大小的差异是光照条件不同的结果, 此表足以表明: 同一居群不同个体既是 *D. major* 又是

D. minor 两种植物, 如果考虑到 *Diuranthera* 分布区内经、纬度的差异, 坡向和土质的差异以及水、热条件的差异, 不同居群的形态变异将比“图鉴”及《中国植物志》(2)所界定的 *D. major* 和 *D. minor* 的差异更大。

表 2 鹭鹭兰同一居群不同个体的形态变异(cm)

Table 2 The variate morphology in one of the Kunming population of the genus *Diuranthera* (cm)

植株编号 Plant no.	叶数 L.num.	叶长 L.L.	叶宽 L.W.	花被片长 P.L.	花梗长 Pd.L.	关节位置 Ar.	花药长 An.L.	药尾长 Ap.L.	备注
1	> 16	34—67	1.7—2.8	(花蕾)	0.4	中	—	—	maj.
2	18	15—39	1.4—2.5	3.0	1.0	中下	1.2	0.3	maj.
3	13	18—48	1—2	(花蕾)	0.3	下	—	—	maj. min.
4	7	18—34	0.8—1.5	(花蕾)	—	—	—	—	min.
5	7	7—35	0.5—1.4	(花蕾)	—	—	—	—min.	

标本室里的标本, 由于采集人取样的偏见, 干标本往往是居群中个体矮小的植株, 与自然界的实际有一定差异。加上不同采集人选择角度又各不相同, 采集时间先后各异, 同一居群的个体往往被认为是不同的种。例如, 与表 2 植物同属云南昆明黑龙潭居群的标本, 一半被定为 *D. minor*, 如汪发绩 372, 2248, 2435, 2476, 邱炳云 50968; 另一半则被定为 *D. major*, 如梁国贤 251, 毛品一 1, 邱炳云 464, 60113, 77939 等等。果标本定名的交错, 更是屡见不鲜。

Diuranthera 的“两个种”的分布区几乎完全重叠, 形态基本一致, 因此, 它们应该是同一种植物。

此外, Hemsley 确定本属两个种的界线之一是 *D. major* 的叶宽、“波状”, 这里的“波状”, 应理解为叶片波状起伏而不是边缘具波状缺刻或波状齿, 波幅也不如模式图那样细密, 每片叶仅 7—8 波而已(如表 2 中的 No 2.)。在自然情况下, 植物的叶无柄, 叶片全缘, 质薄, 大部分平展无波, 外弯。表 2 中的 5 个植株, 只有第 2 号的叶有波约, 第 1 号虽然叶片更宽大, 却是平展无波的。显然, 叶片大小和波状与否都不是在 *Diuranthera* 中划分种的依据。

根据上述, *Diuranthera minor* 不应成立为种, 而是 *D. major* 的同物异名。但因 *D. minor* 的基名 *Paradisa minor* C. H. Wright 早在 1895 年已合法发表, 属的模式种即为 *D. minor*, 模式标本是 W. Hancock 94。

2. 关于南川鹭鹭兰 *Diuranthera inarticulata* Wang et K. Y. Lang.

1980 年, 汪发绩和郎楷永在《中国植物志》第 14 卷(p.46:282,Pl.11:1—5)^[2]发表了鹭鹭兰属的第 3 个种——南川鹭鹭草①*D. inarticulata*, 其主要特征是:“花梗无关节”和“外轮花被片具 3 脉。”模式标本朱兆仪 1181, 1956 年 11 月采自南川金佛山。郎楷永在《中国植物志》中首次提出花梗关节和花被片脉数作为鹭鹭兰属的分类标志, 对 Hemsley 的分类是一个重要补充, 但自然界的现实情况并非如此。前面我们已讨论过花、叶形态的变异。下面仅对花梗关节和花被脉数的分类意义作一些探讨。根据郎楷永的分种检索表,“3 个种”的花梗和花被片特征比较如表 3。

事实上, 如表 3, *D. major* 花被片的脉数是变动的, 内外花被片的脉数在同一居群中可能是 3 或 5。如是, *D. inarticulata* 与 *D. major* 的区别之一就不存在了。昆明黑龙潭生长的鹭鹭兰应是 *D. major*, 内外花被片都具 3 脉, 也有不少具 5 脉的。贵州威宁标本毕节队 155 被郎楷永定为 *D. minor*, 花被片应具 5 脉。屠玉麟又不以为然^[3], 他发现威宁有一部分标本花被具 3 脉, 似应为 *D. major*。众多的事实表明: 花被片上的脉数对鹭鹭兰属没有分类价值。

① 《中国植物志》和《中国高等植物图鉴》把“鹭鹭兰”称为“鹭鹭草”。

至于关节问题。作者于 1987 年 7—8 月采取 30 个花葶, 植于水中, 观察花梗关节位置的变化。结果是: 1. 花蕾时, 花梗很短, 藏于苞腋内, 关节几不可见。2. 花开时, 梗长 3—4 mm, 关节居下部, 难辨。3. 花后, 花梗伸长至 10—11 mm, 关节明显, 缢缩, 居中部稍上, 上部花梗略增粗。4. 果开裂时, 果连同花梗的上段(关节以上的)从关节上脱落。南川鹭鸶兰的模式是一个花标本, 花梗关节不明显, 从个别待放开的花的花梗基部仍能看到关节, 可见这个种的第 2 个关键特征仍不是那么绝对可靠。或者说, *Diuranthera* 属花梗关节的有无和位置的高低都是鹭鸶兰属同一种植物的形态变异之一。

表 3 鹭鸶兰属花梗和花被片特征比较

Table 3 Morphological comparison of pedicels and perianth segments in *Diuranthera* (fide K. Y. Lang, 1980)

种名 Species	花梗关节 pd.art.(1)	外轮花被片数 ep.num(2)	内轮花被片脉数 ip.num.(3)
major	✓	3	3
minor	✓	5	5
inarticulata	×	5	5

(1) pd.art. ——articulation of pedicel; (2) ep.num. ——number of nervis of epipetals;
(3) ip.num. ——number of nervis of inner petals.

D. inarticulata 发表时只引用 1 份模式标本, 存北京植物研究所。此标本花梗长 5—10 mm, 多数无关节, 部分在近基部有关节。在标本室里, 同样被定为本种的还有: 南川药物种植场 103(2 个果梗无关节, 1 个果梗最上部有关节); 川经西 3568(果, 关节明显, 中位); 钟观光 2258(关节上位、中位); 梁国贤 251(关节中位)。鉴定者在发表新种时没有引证其它标本, 表明他对其它可作为 *D. inarticulata* 的标本持怀疑态度。1991 年, 杨光辉^[4] 在四川植物志中首次记载南川有 *D. major* 的分布记录, 并与 *D. inarticulata* 并列, 其凭证想来就是前述的模式产地标本南川药物种植场 103。由于关节的不稳定性而引起的鉴定差异是可想而知的了。

综上所述, *D. inarticulata* 的区别特征都是本属植物和居群变异范围以内的, 不足支持一个新种的成立。

3. 鹭鸶兰属是一个单型属, 唯一的种就是鹭鸶兰 *Diuranthera minor* (C. H. Wright) Hemsl. 种的范围如下。

Diuranthera minor (C. H. Wright) Hemsl. in Hook. Ic. Pl. 8: t 2734 (innota), 1902, C. H. Wright in Journ. Soc. Bot. 36:118, 1903; Iconogr. Corm. Sin. 5:433, fig. 7696. 1976; K. Y. Lang in Fl. Reip. Pop. Sin. 14:46. 1980 p.p; Y. L. Tu in Fl. Guizhou 3:337. pl. 137:1—5. 1986; G. H. Yang in Fl. Sichuan. 7:36, pl. 12:6—10. 1991. xyn. nov.——*Paradisea minor* C. H. Wright in Kew Bull. 118. 1895. ——*Diuranthera major* Hemsley in Hook. Ic. Pl. 8: t.2734.1902; Diels in Notes Bot. Gard. Edinb, 5:299, 1912 et 6:274, 1912; Hand.-Mazz. Symb. Sin. 7:1194. 1936; Iconogr. Corm. Sin. 5:433, fig. 7695. 1976; K. Y. Lang in Fl. Reip. Pop. Sin. 14:46. pl. 11:6. 1980; Y. L. Tu in Fl. Guizhou 3:336, pl. 137:6—7. 1986; G. H. Yang in Fl. Sichuan. 7:34, pl. 12:11. 1991. ——*Diuranthera inarticulata* Wang et K. Y. Lang in Fl. Reip. Pop. Sin. 14:46, 282, pl. 11:1—5, 1980 p.p; K. H. Yang in Fl. Sichuan. 7:34. pl. 12:1—5. 1991. syn. nov.

4. 鹭鸶兰属的地理分布

分布范围限于云南、四川和贵州(图 1:1), 分布中心是滇中高原, 生长于海拔 1200—2400 m 的干山坡、草地、疏林、栎灌丛和常绿阔叶林中。

《中国植物志》载: *D. minor* (= *D. major*) 产四川的米易、稻城、巴塘; 云南的昆明、鹤庆、双江、楚雄、景东和贵州的威宁^[2]。《四川植物志》^[4] 中 *D. minor* 产宝兴、汉源、石棉、会理、会东、米易、

巴塘和稻城。到 1989 年为止,在北京植物所和昆明植物所的标本室中,尚未收藏四川宝兴、汉源、石棉、会东和会理的 *Diuranthera* 属标本。巴塘(南水北调队 5296),稻城(青藏队 81-4223,植被组 2104)标本都是狭叶吊兰 *Chlorophytum chinense*,这两个县至今未采到 *Diuranthera* 属的标本,本种分布区在图 1 未包括这两个县。《中国植物志》列举的云南分布点所依据的标本也有些不是本属植物,如鹤庆(秦仁昌 24594),楚雄(李鸣岗 150),景东(李鸣岗 1708)的标本都是西南吊兰 *Chlorophytum nepalense*。但这些地区除西南吊兰外,也有鹭鹭兰生长,如鹤庆(秦仁昌 24593),楚雄(李鸣岗 150),景东(许溯桂 5434)等都是 *Diuranthera major* 标本,因而在鹭鹭兰分布图上如实标出。《贵州植物志》(3)载:鹭鹭兰产贵州的册亨、安龙、望谟、贵定和威宁。

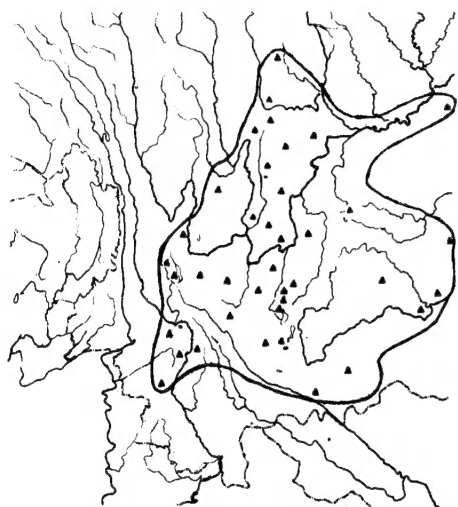


图 1 鹭鹭兰的分布

Fig. 1 Distribution of *Diuranthera minor*

其中 *C. laxum* R. Br. 产广东南部、海南;广布于非洲、印度大陆、印度支那半岛至印度尼西亚(爪哇)^[5],其它 3 种的分布情况如下。

大叶吊兰 *Chlorophytum malayense* Ridley 在我国仅分布于云南的澜沧县、勐海、景洪和勐腊。国外广布于印度支那半岛(越南永福、河内、安南);老挝湄公河岸,马来西亚^[6]。1 个热带东南亚种。

西南吊兰 *C. nepalense* (Ldl.) Baker 产云南的保山、临沧、景东、漾濞、大理、洱源、鹤庆、永胜、丽江、中甸、楚雄、元谋、嵩明、巧家;四川的木里;西藏的错那、吉隆、聂拉木。分布于尼泊尔^[8,9]、锡金、印度东北部大吉岭、阿萨姆和缅甸(图 2:3)。此外,《横断山区维管植物》(下册)云产“贵州西部”^[7],指威宁标本(毕节队 155),系鹭鹭兰 *Diuranthera minor*,非吊兰属植物。本种不产贵州。生长于海拔 1300—2750(—3000) m 的林缘草丛、山谷石崖上以及路边灌丛中,是 1 个从华西分布到东喜马拉雅地区的亚热带或温带种(图 2:2)。

狭叶吊兰 *C. chinense* Bur. et Franch. 产云南的中甸、丽江、东川(俞德浚 12937),四川的巴塘、乡城、稻城、得荣、康定和木里。生长在海拔 2400—3300 m 的松林、干草坡上,是 1 个中国西南部特有的温带种(图 2:2)。

鹭鹭兰属 *Diuranthera* 和吊兰属 *Chlorophytum*,特别是与 *C. chinense*, *C. nepalense* 的标本极难区别,给分类工作造成麻烦,因而分布区的界线也往往游移不定。

二、鹭鹭兰属与吊兰属的系统关系

鹭鹭兰和吊兰属的国产种类在形态上十分接近,染色体数目和倍性相同^[10],含有相同的甾体皂甙。

1. 鹭鹭兰的近缘属为吊兰属 *Chlorophytum* Ker.

吊兰属 *Chlorophytum* Ker. 是百合科中的 1 个大属,含 200 余种。世界热带地区广布,自南美、非洲、马达加斯加、印度次大陆、东喜马拉雅、华南、印度支那半岛、澳大利亚分布至塔斯马尼亚,显然是 1 个古南大陆的属。我国野生的仅 4 种,

图 2 表明: 1. 狭叶吊兰 *C. chinense* 和西南吊兰 *C. nepalense* 已从热带亚洲的种型(如 *C. laxum* 或 *C. malayense*)转化为温带种型, 二者分布区相互重叠但与热带种分布区形成了较明显的间断, 由北回归线隔开热带型种与温带型种。2. 吊兰属温带型种, 分布区在康滇地区多少与温带属鹭鸶兰(图 2:1)的分布区部分地重叠, 但鹭鸶兰的形态比西南吊兰等更为进化, 如花药中、下部丧失了花粉而变成了尾状附属物, 叶因抗御不了冬季的低温而凋萎等, 生理适应的结果导致了植物本质上的变异, 形成了新型的支系——鹭鸶兰。

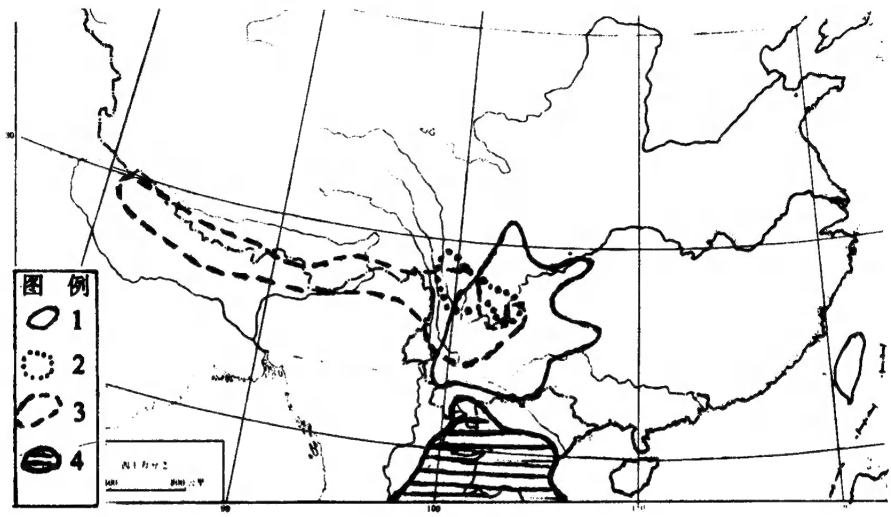


图 2 鹭鸶兰和 2 种吊兰的分布区

Fig.2 The areas of 1. *Diuranthera minor*, 2. *Chlorophytum chinense* and 3. *C. nepalense*, 4. *C. malayense*

2. 鹭鸶兰和吊兰属的系统关系

从地理分布分析, 吊兰属的北缘种西南吊兰及狭叶吊兰与鹭鸶兰属的共同祖先都是吊兰属的东南亚热带型种, 即吊兰属在向温带地域扩散的过程中进行了二歧分化。其中一支形态变异较大, 这就是鹭鸶兰。另一支改变了体态, 叶面积缩小, 花序分枝和花数减少, 增加了根部的储藏功能—肥大成狭纺锤形, 狭叶吊兰是这一分枝的现代终端。因此可以说, 鹭鸶兰由吊兰属衍化而来, 但它的直系祖先并不是分布区接近的西南吊兰或狭叶吊兰, 而是吊兰的热带种系, 很可能就是 *C. malayense* 的先民。鹭鸶兰的系统关系可以表述如图 3。

鹭鸶兰 *Diuranthera minor* 源于大叶吊兰 *Chlorophytum malayense* 早期居群的推论还可以从细胞学和植物化学方面得到证实。

(1)核型高度相似^[10], 大叶吊兰的核型公式为 $2n = 56 = 20m(2SAT) + 23sm + 13st$, 鹭鸶兰为 $2n = 56 = 20m + 22sm + 14st$; 二者的染色体数目相同, 均为 56; 染色体的倍性相同, 均为八倍体; 染色体基数相同, 均为 7。不同属的种具有如此高的同一性, 足以证明鹭鸶兰和大叶吊兰的密切系统关系。

鹭鸶兰的 st 染色体为 14, 比大叶吊兰 13 多一条端着丝染色体; 鹭鸶兰核型的不对称性系数 70.45%, 比大叶吊兰的 67.32% 高 3.13%, 对称性极其相似。大叶吊兰的核型对称性略高于鹭鸶兰, 正好表明两者的发生关系——鹭鸶兰比大叶吊兰更为进化, 十分可能起源于大叶吊兰某一历史时期的居群。

已报道的吊兰属染色体资料中^[8], 中国西南至东喜马拉雅分布的西南吊兰 *C. nepalense*, 和康滇地

区特有的狭叶吊兰 *C. chinense* 和东喜马拉雅特有的 *C. khasianum* (尼泊尔至卡西山、阿萨姆) 的染色体数目和倍性 ($2n=56$) 均与大叶吊兰相同, 它们共同代表吊兰属的进化类群。而较原始的二倍体种 (*C. flipendulum*, *C. heynoanum*—印度中部至斯里兰卡) 保存在古南大陆热带。这些资料进一步表明: 1) 吊兰属起源于古南大陆; 2) 吊兰属温带种起源于的热带类群; 3) 大叶吊兰是热带型类群中最进化的代表, 还是热带类群演变为温带种的纽带。

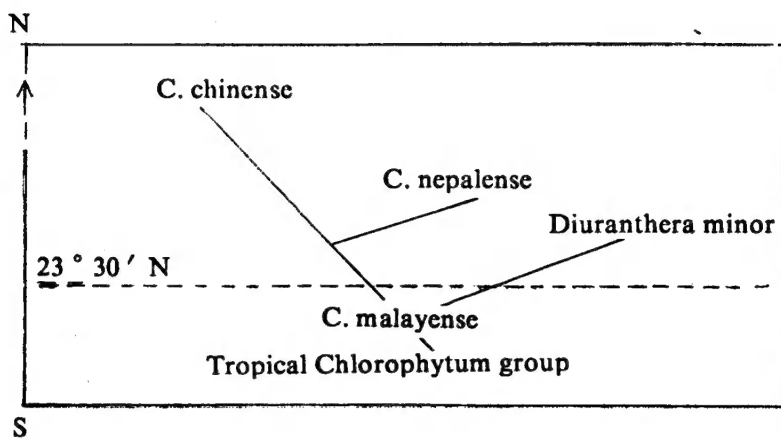


图 3 鹭鸳兰与吊兰属的系统关系

Fig. 3 The systematic relationship between *Diuranthera* and *Chlorophytum*

(2) 化学成分的相似性^[11], 甾体皂甙是百合类的特征化学成分。鹭鸳兰和大叶吊兰均含有新海可皂甙元和新替告皂甙元的皂甙。其中, 大叶吊兰甙 A (chloromaloside A) 为这两种植物所共有的主要甾体皂甙成分, 表明它们在生物合成产物上的同一性。鹭鸳兰甙 A (diuranthoside A), B, C 仅从鹭鸳兰中分得, 但不存在于大叶吊兰中, 相反, 大叶吊兰甙 B (chloromaloside B), C 仅见于大叶吊兰中, 又表示了两个种的差别。此外, 狭叶吊兰除与大叶吊兰、鹭鸳兰共含大叶吊兰甙 A 外, 又与鹭鸳兰含有共同的鹭鸳兰甙 A 和 C, 这表明狭叶吊兰和鹭鸳兰有相同的远祖; 并表明这两个不同属的种在生物合成途径中同样处于比大叶吊兰较为进化的发育阶段。

三、鹭鸳兰属的起源

根据鹭鸳兰的现代分布, 它是 1 个起源于云南高原的属, 现有的居群限制在海拔 1200—2400 m 的梯度范围内, 1200 m 以下的温暖河谷和 2500 m 以上的亚高山地带都不见生长, 足见它的起源环境与现代栖居环境相当一致, 即鹭鸳兰自发生以来水平迁移梯度和扩散的幅度都不大, 整个迁移进程也为时不长, 向东仅达南川和贵定, 向西尚未进入到横断山区腹地。在百合科的植物界, 鹭鸳兰还是一代新生居民。

鹭鸳兰为八倍体, 染色体基数为 7, 是近缘属 (如 *Chlorophytum*) 种类中倍性最高种之一。因此, 这是 1 个高度进化的现代属。

鹭鸳兰起源时期的确定取决于 3 个因素: ①云南高原面已达到 1000 m 以上的高度; ②当时在云南高原已分化出亚热带的地带性气候, 与热带气候并存; ③发生时期晚于亲缘相近的先祖类群——*Chlorophytum malayense*。符合这 3 个条件的历史阶段便是鹭鸳兰的起源时期。

1. 云南高原的地史

中新世以来, 云南大地的地貌过程长期以剥蚀夷平作用为主, 结果形成了辽阔而平缓的夷平面即云南准平原^[12], 在剥蚀夷平的同时, 云南地区多次间歇性抬升。到上新世末, 剥蚀和抬升双重地貌过程的综合结果是, 云南地势有了比较明显的起伏, 但滇南上升幅度较小, 剥蚀夷平面比滇中低得多, 常称为二级夷平面。至上新世晚期, 云南准平原地势还不高, 仍处于热带气候环境下, 这时还不是亚热带-温带适性的鹭鹭兰的发生和生存环境。

上新世末至更新世初, 在晚期喜马拉雅运动的作用下, 云南大地发生了大范围的大幅度构造抬升, 海拔普遍达到 1000 m 以上, 夷平面转换为高原面。此后除继续上升外还承受强烈的外营力过程: 水系深刻下切, 溯源侵蚀快速进行, 结果高原面被水系网所分割, 古夷平面改观, 云南高原解体, 高原上出现高山和丘陵, 高原面以下的水系河网星棋罗布, 最后形成了今天的复杂地貌。这是云南高原的发展史。与鹭鹭兰发生相关的历史时期大约是上新世末至更新世初, 因为那时云南夷平面已抬升成为海拔 1000 m 以上的高原, 而且, 这时高原面相对完整, 鹭鹭兰的传播无深谷的障碍。

2. 云南高原的气候变迁

老第三纪时, 南北纬 25° 之间都是赤道热带, 东亚热带位于北纬 25°—35° 之间。云南昆明以南 (25° N 以南) 的广大地域都具热带雨林气候, 适于大叶吊兰的生存, 但不是鹭鹭兰。昆明以北至北纬 29° 也都在热带气候带范围内。那时气候炎热, 且具干旱特征, 显然不适于鹭鹭兰的发生和生存。

新第三纪以来, 在喜马拉雅运动的影响下, 云南高原也处于季风环境控制之下, 夏季湿润, 冬季干旱。由于地势不断上升, 气候变得比低地寒冷, 到新第三纪末, 老第三纪的热带植物区系大部分为比较耐寒的亚热带或北温带成分所替代, 云南南部广泛生存的热带性的大叶吊兰, 也被新生的、冬季耐寒耐旱的鹭鹭兰所替代。从气候分析, 鹭鹭兰的出现最早也是在新第三纪上新世末期。

上新世末开始, 云南高原气候同样受到冰期和间冰期的影响。间冰期, 气候温暖, 高原上的鹭鹭兰向北和向高山扩散, 最远到了四川北部, 最高进入亚高山地带 (海拔 2000 m 以上)。到了冰期, 鹭鹭兰又被迫南移, 跨入赤道热带边缘, 高处的居群从山上下移到温暖的河谷, 北方的更为明显。多次反复移动, 鹭鹭兰获得了图 1 所示的分布区, 分布区的边界并不十分清楚。由于种的发展历史相对短暂。鹭鹭兰至今尚未达到它的生态-生理的最终边界, 现有边界是阶段性的, 这样的分布区是 1 个进展性的分布区。

3. 大叶吊兰的起源时期

前面已经讨论, 鹭鹭兰可能起源于吊兰属的进化种系大叶吊兰 *Chlorophytum malayense*。大叶吊兰、西南吊兰和狭叶吊兰以及东喜马拉雅的 *C. khasianum* 等 4 种均是吊兰属染色体倍数最高的种。大叶吊兰是吊兰热带型中的最进化的种, 是后 3 种吊兰及鹭鹭兰的近亲和近邻。大叶吊兰至今未能出现在华南热带地区, 表明起源较晚, 估计在上新世时热带气候带退到北回归线附近以后才出现, 一阻于山河, 二阻于温带条件, 才无法向前迁移。如果起源更早, 或在中新世, 对大叶吊兰向东、西以及向云南中部至北部的迁移都不存在这些障碍。大叶吊兰最多起源于上新世中期, 其衍生分枝鹭鹭兰当更晚, 应在上新世末期或更晚。

根据地史、气候和类外群的分析, 鹭鹭兰的起源时期大约在上新世末或更新世初, 是 1 个相当年青的云南高原幼龄属。

参 考 文 献

- [1] 北京植物研究所. 中国高等植物图鉴第 5 册. 北京: 科学出版社, 1976. 433, 图 7695, 7696.
- [2] 郎儒永. 鹭鹭草属 *Diuranthera*. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1980. 14:45—48.

- [3] 屠玉麟. 鹭鸶草属 *Diurathera*. 贵州植物志. 贵阳: 贵州人民出版社, 1986. 3:336—337.
- [4] 杨光辉. 鹭鸶草属 *Diurathera*. 四川植物志. 成都: 四川民族出版社, 1991. 7:33—36.
- [5] Backer C A *et al.* Liliaceae, Flora of Java 3:86. Wetters-Noordhoff N. V.—Groningen—The Netherlands. 1968.
- [6] Gagnepain. Chlorophytum Ker. in Fl. Gener. Indo-Chine. 1936. 6:804—807.
- [7] 李恒. 百合科, 横断山区维管植物下册. 北京: 科学出版社, 1994. 2429—2430.
- [9] Hooker J D. Liliaceae, Flora of British India, 1993, 6:333—336.
- [8] Stearn W. T. Liliaceae, in Hara *et al.* An Enumeration of The Flowering Plants of Nepal vol.1. London: Trustees of Birtish Musseum (Natural History). 1978. 23—81.
- [10] 黄锦岭, 李恒. 大叶吊兰和鹭鸶兰的核型研究. 云南植物研究, 增刊Ⅲ: 1990, 45—48.
- [11] 王一飞, 陶光复, 李 恒等. 中国特有属鹭鸶兰属的化学分类. 云南植物研究, 增刊Ⅲ: 1990, 35—43.
- [12] 杨一光. 云南综合自然区划. 北京: 高等教育出版社, 1990.